

Экофизиологическое состояние ели сибирской в условиях поражения дендрофагами

Ведерников К. Е.

*Удмуртский государственный университет
Ижевск, Россия
wke-les@rambler.ru*

В статье приведены данные по изучению особенностей биохимического состава древесины хвойных растений в условиях их массового усыхания. Исследования проводились в европейской части Российской Федерации на территории Удмуртской Республики в пределах двух лесных районов. В качестве объектов исследования выступают еловые насаждения кисличного типа. По результатам исследования выявлены особи различного жизненного состояния, у которых отобраны образцы древесины для физиологической оценки. Физиологические исследования проводились методом экстракции растворителями разной полярности. Древесина анализировалась на общее содержание экстрактивных веществ – водорастворимых и смолородных соединений, а также танинов. Содержание экстрактивных веществ и их состав сильно варьируют от одной пробной площади к другой. На количество и компонентный состав экстрактивных соединений влияют жизненное состояние растений и условия места произрастания. Высокие значения экстрактивных соединений наблюдаются в насаждениях хвойно-широколиственных лесов. Именно в данном лесном районе процессы гибели еловых лесов идут наиболее интенсивными темпами. У деревьев удовлетворительного состояния содержание всех компонентов экстрактивных веществ выше в сравнении с особями иных жизненных категорий, особенно танинов. Высокое содержание полифенольных соединений наблюдаются у всех исследуемых особей в насаждениях с неблагоприятным санитарным состоянием. Полученные данные об особенностях содержания экстрактивных веществ в древесине ели могут быть использованы при отборе деревьев для создания устойчивых лесных культур.

Ключевые слова: устойчивость, гибель еловых насаждений, жизненное состояние, экстрактивные вещества, хвойные растения.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования в области экологической биохимии древесины представляют некоторые специфические трудности, без учета которых работа в данном направлении может оказаться непродуктивной. Для многолетних древесных растений затруднительно проведение экспериментов с точной дозировкой изучаемых факторов. В связи с этим все объекты для такого рода наблюдений могут быть выбраны не иначе как из природной обстановки, несмотря на все многообразие факторов внешней среды. В природных условиях вызывает значительные трудности градация экологических факторов, оказывающих влияние на основные внутренние параметры исследуемого растения. Совокупность экологических факторов создает специфическую структуру древесины и особый физиологический фон, в определенной мере изменяющийся в различные по метеорологическим условиям годы. Между тем для выявления закономерностей необходимо иметь более или менее отчетливое представление о влиянии, оказываемом отдельными экологическими факторами.

В настоящее время открываются широкие возможности по изучению еловых насаждений в умеренном климатическом поясе на фоне их масштабного усыхания (Viiri, Lieutier, 2004; Kunert, 2020). Несомненно, причиной негативных процессов в лесах являются изменения природных факторов. Эти процессы влияют на экологию сообществ вредителей леса, которые в свою очередь, приводят к деградации лесных экосистем на обширных территориях (Селиховкин и др., 2018). Структура и особенности биохимического состава древесины, несомненно, являются важными составляющими при выборе объекта заселения насекомыми (Rudinsky et al., 1970; Исаев, Гирс, 1975; Ведерников, 2021a). Таким образом сложившаяся ситуация с еловыми насаждениями дает возможность произвести разграничение всего

разнообразия экологических факторов и выявить те физиологические параметры растения, которые позволяют выживать индивидуумам в сложившихся условиях.

Целью работы являлось исследование содержания экстрактивных соединений в древесине ели сибирской (*Picea sibirica* Ledeb.) у особей различного жизненного состояния и их влияние на формирование адаптивных реакций.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Удмуртской Республики (УР). Территория республики располагается в пределах двух лесных районов: лесной район хвойно-широколиственных лесов (южная часть республики) и южно-таежный лесной район (северная часть республики) (География Удмуртии, 2009) (рис. 1).

Для целей исследования закладывались пробные площади (далее – ПП) размером 100×100 м по 9 шт. в каждом лесном районе: район хвойно-широколиственных лесов (Можгинское лесничество – 3 шт. ПП, Яганское лесничество – 3 шт. ПП, Завьяловское лесничество – 3 шт. ПП), южно-таежный лесной район (Якшур-Бодьинское лесничество – 3 шт. ПП, Игринское лесничество – 3 шт. ПП, Кезское лесничество – 3 шт. ПП). Пробные площади закладывались в еловых насаждениях естественного происхождения, в кисличных типах леса. Состав древостоя во многих исследуемых насаждениях был чистый с примесью иных пород не более 10 %. Древостои относились к одной возрастной группе – средневозрастные (возраст 60–70 лет) (Ведерников, 2021б).

Наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в лесном районе хвойно-широколиственных лесов. В данном лесном районе индекс санитарного состояния насаждений составляет от 2,62 до 3,73, то есть санитарное состояние – от ослабленных до усыхающих. Неблагоприятное санитарное состояние исследуемых еловых насаждений в лесном районе хвойно-широколиственном лесов, связано с распространением короеда-типографа (*Ips typographus* L.). В исследуемых насаждениях, располагающихся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов отмечен высокий процент деревьев старого сухостоя (5 г) с характерными маточными следами короедов под корой.

Для изучения биохимических показателей древесины учетные особи распределялись по жизненному состоянию на три группы: хорошего; удовлетворительного и неудовлетворительного жизненного состояния. В пределах каждой группы жизненного состояния отбирались по три особи. Образцы древесины отбирали только у ели сибирской. Отбор ядер производили при помощи возрастного бура Haglof – 350 на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева, в октябре месяце. Экстрактивные вещества исследовались методом последовательной экстракции растворителями возрастающей полярности в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества – горячей водой, смолopodobные вещества – спирто-толуольной смесью. Количественное содержание танинов в водном растворе определяли при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ при длине волны 277 нм. Содержание лигнина и полисахаридов – кислотным методом. Данные приведены на абсолютно сухое состояние (далее – а.с.с.) (Оболенская и др., 1991).

Математическую обработку результатов провели с применением статистического пакета «Statistica 5.5». Для интерпретации полученных материалов использовали кластерный анализ, метод главных компонент и дисперсионный многофакторный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты кластерного анализа выявили разделение исследуемых еловых насаждений по анализируемым показателям подразделяются на две группы (рис. 2). В первый кластер преимущественно объединились исследуемые насаждения Игринского и Кезского лесничеств. В насаждениях этих лесничеств не были выявлены особи пораженные ксилофагами. Во второй кластер объединились исследуемые насаждения, в которых наблюдались особи, пораженные короедами.

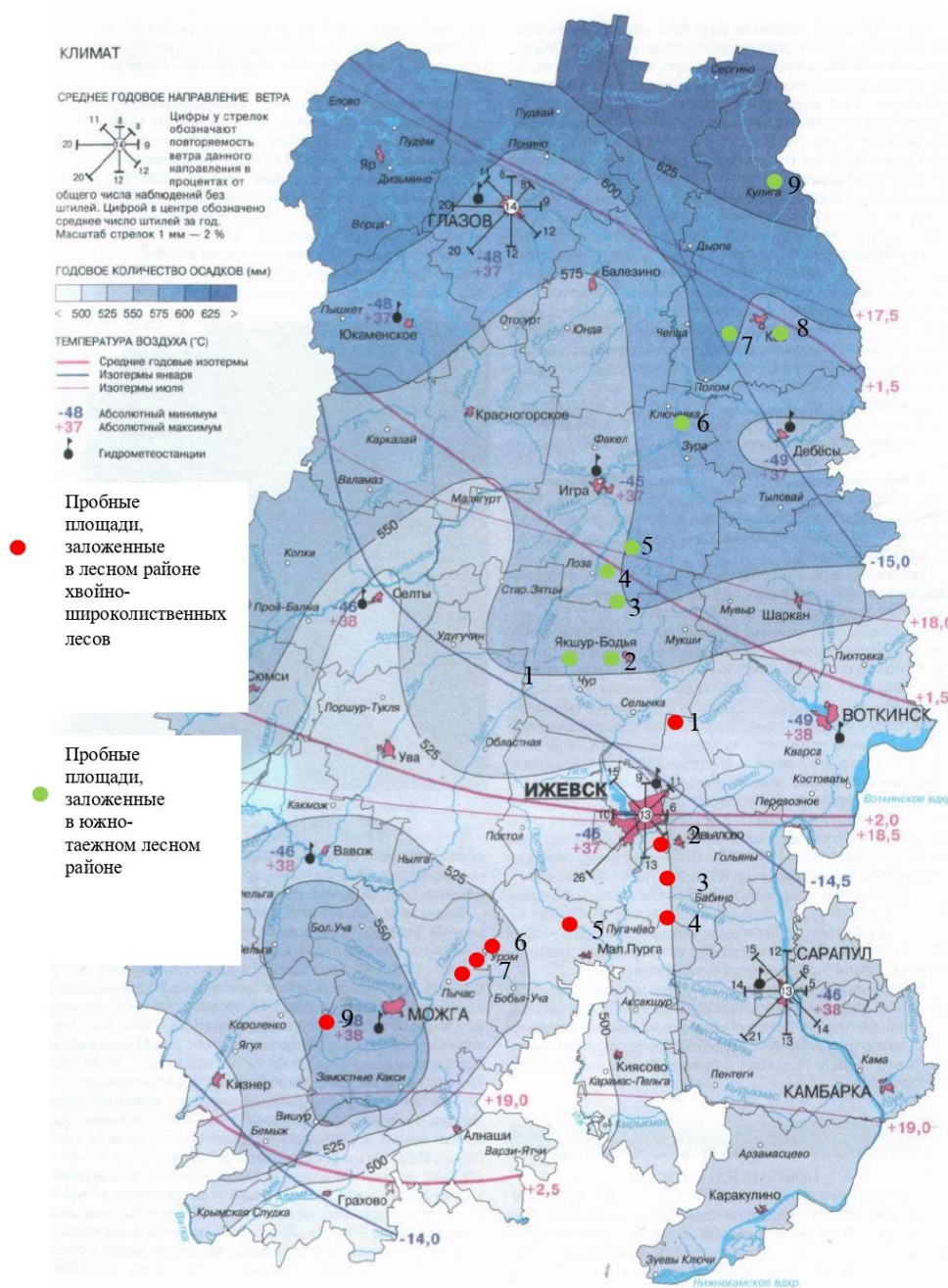


Рис. 1. Карта-схема Удмуртской Республики с территориальным расположением исследуемых насаждений

В результате анализа выявились 2 главные компоненты. Главная компонента — это вектор, сумма квадратов расстояний от которой до множества точек (исследуемые показатели) минимальна. Количество главных компонент зависит от разброса точек. В результате анализа проявились 2 главные компоненты, на которые приходится 74 % (Prp.Totl) изменчивости. Это означает, что выявленные главные компоненты несут основную часть информации о расположении точек. Главная компонента 1 отрицательно коррелирует с содержанием водорастворимых экстрактивных веществ (-0,90) и с содержанием танинов (-0,82), а также положительно коррелирует с содержанием лигнина (0,84). На первую главную

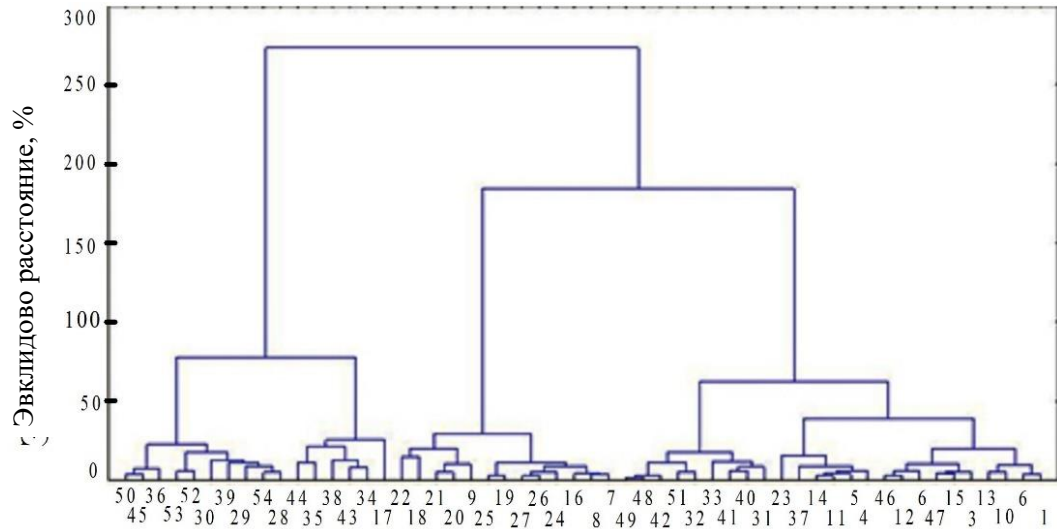


Рис. 2. Результаты кластерного анализа биохимических параметров древесины ели сибирской в различных насаждениях

1–27 – насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов: 1–9 – ПП Завьяловского лесничества; 10–18 – ПП Яганского лесничества; 19–27 ПП – Можгинского лесничества. 28–54 – насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе: 28–36 – ПП Якшур-Бодьинского лесничества; 37–45 – ПП Игринского лесничества; 46–54 – ПП Кезского лесничества.

Таблица 1

Результаты анализа методом главных компонент исследуемых еловых насаждений

№	Показатели	Главная компонента 1	Главная компонента 2
1	Влажность древесины	-0,47	-0,32
2	Общее содержание экстрактивных веществ	-0,63	-0,72
3	Содержание водорастворимых экстрактивных веществ	-0,90	-0,33
4	Содержание танинов	-0,82	0,10
5	Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ	0,25	-0,78
6	Содержание лигнина	0,84	-0,37
7	Содержание полисахаридов	-0,40	0,81
8	Expl.Var	3,04	2,14
9	Prp.Totl	0,43	0,31

Примечание к таблице. Expl.Var – абсолютные значения изменчивости, приходящиеся на главные компоненты; Prp.Totl – доля изменчивости, приходящиеся на главные компоненты.

компоненту приходится 43 % изменчивости. Главная компонента 2 отрицательно коррелирует с общим содержанием экстрактивных веществ (-0,72), с содержанием смолистых соединений (-0,78) и положительно – с содержанием полисахаридов (0,81). На вторую главную компоненту приходится 31 % изменчивости (табл. 1).

Пространственное расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент представлено на рисунке 3.

По первой главной компоненте (Factor 1) исследуемые насаждения сформировали две группы. В первую группу объединились насаждения лесного района хвойно-

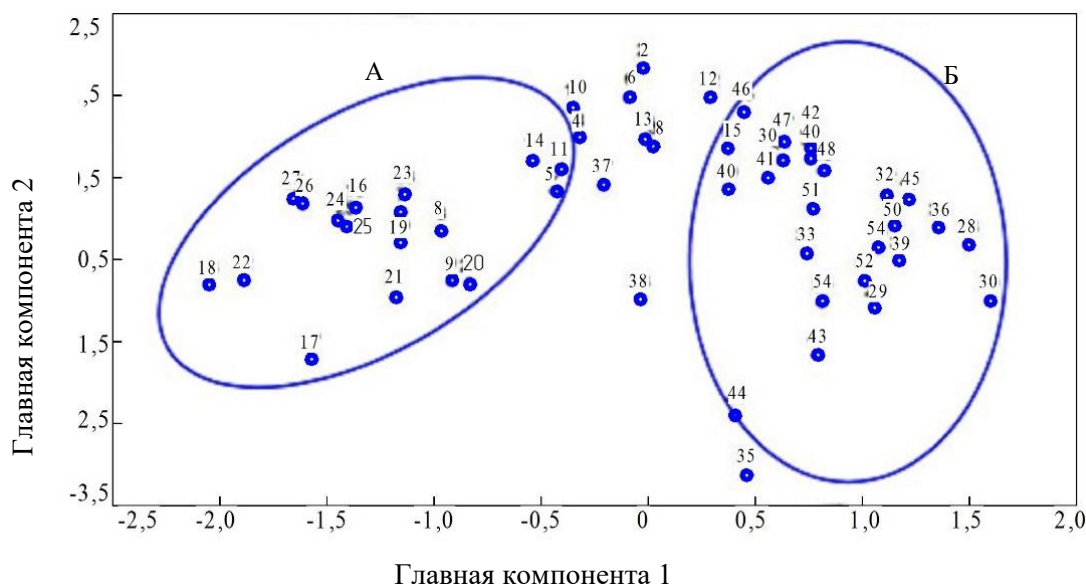


Рис. 3. Расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент

А – насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов. Б – насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе: 1–27 насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов (19 ПП Завьяловского лесничества, 10–18 ПП Яганского лесничества, 19–27 ПП Можгинского лесничества); 28–54 насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе (28–36 ПП Якшур-Бодьинского лесничества, 37–45 ПП Игринского лесничества, 46–54 ПП Кезского лесничества).

широколиственных лесов (южная часть республики), в области отрицательных значений первой главной компоненты. Во вторую группу объединились насаждения южно-таёжного лесного района (северная часть республики), в области положительных значений первой главной компоненты. Таким образом, данный метод статистического анализа выявил различия между еловыми насаждениями района хвойно-широколиственных лесов и южно-таёжного лесного района. Еловые древостои лесного района хвойно-широколиственных лесов имеют значимые отличия от еловых насаждений, произрастающих в южно-таёжном лесном районе по содержанию в древесине водорастворимой группы экстрактивных веществ и танинов, а также по содержанию лигнина.

Для оценки влияния жизненного состояния особей, санитарного состояния насаждений и условий места произрастания (лесорастительное районирование) на физиологические показатели древесины проведен многофакторный дисперсионный анализ по перекрестно-иерархической схеме. Для сравнения различий использовался метод множественного сравнения LSD-test.

Дисперсионный анализ по содержанию лигнина и полисахаридов в исследуемых образцах не выявил статистически значимых закономерностей у растений различного жизненного состояния (хорошего, удовлетворительного и неудовлетворительного состояния), а также в зависимости от условий произрастания (природные зоны: подтаежная и таежная зоны).

Результаты дисперсионного анализа выявили, что значимыми факторами, влияющими на общее содержание экстрактивных веществ в древесине, являются лесорастительные районы, жизненное состояние растений и взаимодействие таких факторов, как лесорастительные районы и лесничества (табл. 2).

У особей ели сибирской, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, общее содержание экстрактивных веществ в древесине на порядок выше, чем у особей, произрастающих в южно-таежном лесном районе.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа по общему содержанию экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	643,61	143	27,59	23,32	<0,05
Лесничества	2	12,06	143	27,59	0,44	0,65
Жизненное состояние растений	2	142,03	143	27,59	5,15	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	515,32	143	27,59	18,68	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	79,23	143	27,59	2,87	0,06
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	64,93	143	27,59	2,35	0,06
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	25,03	143	27,59	0,91	0,46

Значимым фактором, влияющим на содержание экстрактивных веществ, является жизненное состояние растений. Достоверно высокое содержание экстрактивных веществ отмечается у особей удовлетворительного состояния, в сравнении с особями хорошего и неудовлетворительного жизненного состояния.

В результате исследования водорастворимой группы экстрактивных веществ выявлено, что значимыми факторами, оказывающими влияние на содержание водорастворимых веществ, являются условия произрастания, а также их взаимодействие (табл. 3).

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа по содержанию водорастворимых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	1890,85	143	15,56	121,52	<0,05
Лесничества	2	80,37	143	15,56	5,17	<0,05
Жизненное состояние растений	2	30,65	143	15,56	1,97	0,14
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	187,80	143	15,56	12,07	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	25,65	143	15,56	1,65	0,20
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	25,67	143	15,56	1,65	0,17
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	5,26	143	15,56	0,34	0,85

У особей, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов наблюдается более высокое содержание в ксилеме водорастворимых соединений, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таёжном лесном районе (рис. 4).

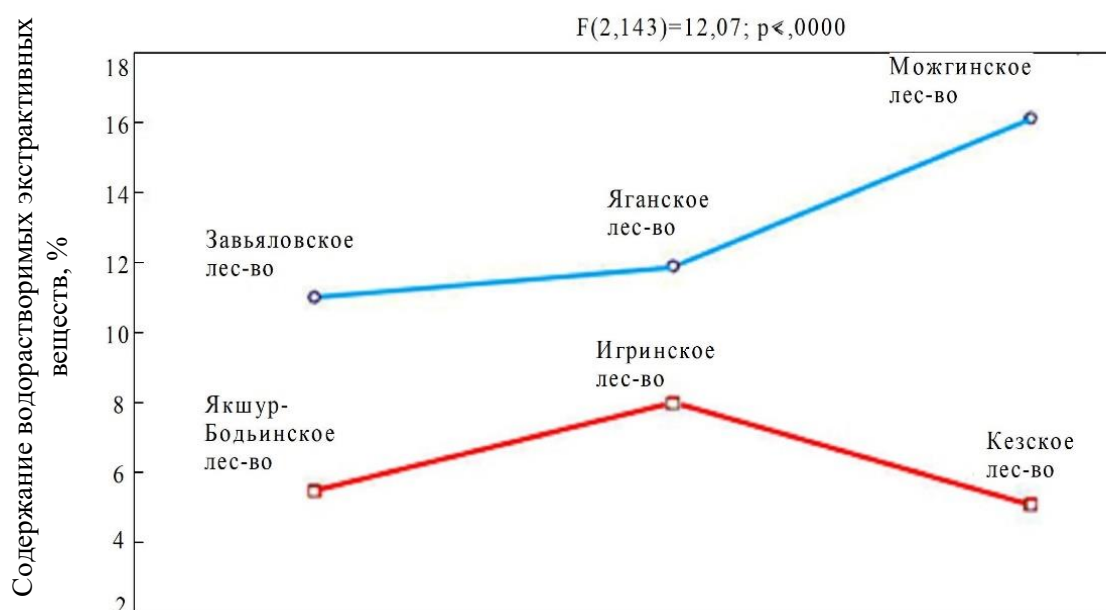


Рис. 4. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных районах при взаимодействии факторов, в процентах от абсолютно сухого состояния

Из группы водорастворимых экстрактивных веществ танины играют важную защитную роль при воздействии негативных факторов (Schofield, Hagerman, Harold, 1998).

По результатам статистической обработки данных содержания танинов в древесине выявлено, что значимыми факторами являются условия произрастания (лесорастительные районы, лесничества), состояние растений и взаимодействие этих факторов (табл. 4).

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа по содержанию танинов в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	874,87	143	3,65	239,90	<0,05
Лесничества	2	24,11	143	3,65	6,61	<0,05
Жизненное состояние растений	2	20,00	143	3,65	5,48	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	29,41	143	3,65	8,06	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	28,71	143	3,65	7,87	<0,05
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	8,76	143	3,65	2,40	0,05
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	6,49	143	3,65	1,78	0,14

Высокое содержание танинов наблюдается у особей ели сибирской, произрастающих в лесничествах хвойно-широколиственного лесного района, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таежном лесном районе Удмуртии (рис. 5).

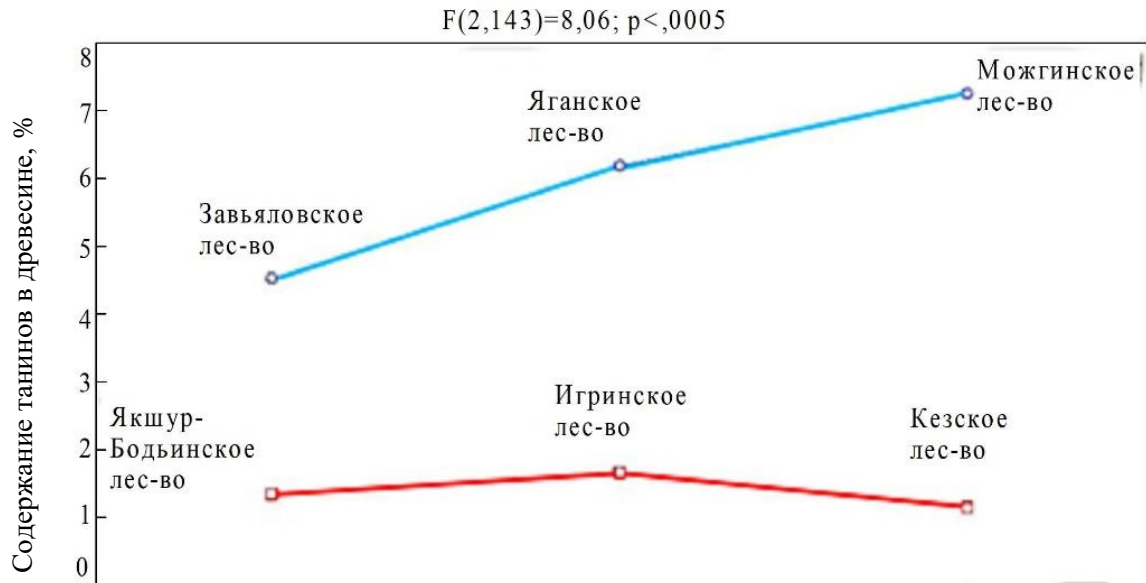


Рис. 5. Содержание танинов в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных районах, в процентах от абсолютно сухого состояния

В южно-таёжном лесном районе не выявлено статистически значимых различий по содержанию танинов между особями различного жизненного состояния. Тогда как в лесном районе хвойно-широколиственных лесов содержание танинов значимо ниже у растений неудовлетворительного жизненного состояния в сравнении с особями хорошего и удовлетворительного жизненного состояния.

Высокими защитными свойствами в древесине хвойных пород, помимо танинов, обладают смолистые вещества (Smith et al., 1989). В то же время, по имеющимся данным, монотерпеновые соединения, входящие в состав смолистых соединений, могут выступать в качестве веществ, привлекающих короедов (Исаев, Гирс, 1975).

На содержание смолоподобных экстрактивных веществ в древесине ели сибирской значимое влияние оказывают следующие факторы: лесорастительные районы, жизненное состояние деревьев и взаимодействие таких факторов, как жизненное состояние и условия произрастания (лесорастительные районы и лесничества) (табл. 5).

В южно-таежном лесном районе содержание смолистых соединений у особей ели сибирской, выше, в сравнении с особями, произрастающими в лесном районе хвойно-широколиственных лесов.

Достоверно высокое содержание смолистых веществ выявлено у растений удовлетворительного жизненного состояния, в сравнении с растениями иных жизненных состояний. Достоверных различий по содержанию смолистых соединений в древесине ели сибирской хорошего и неудовлетворительного жизненного состояния не выявлено.

Однако существует разница по содержанию смолистых соединений между особями различного жизненного состояния, произрастающих в различных лесорастительных районах.

В лесном районе хвойно-широколиственных лесов у особей различного жизненного состояния нет статистически значимых различий по содержанию смолистых веществ. В южно-таёжном лесном районе, содержание смолистых веществ, статистически выше у растений удовлетворительного жизненного состояния, в сравнении с особями иных жизненных состояний. Между особями ели сибирской хорошего и удовлетворительного жизненного состояния, произрастающих в южно-таежном лесном районе, значимых различий по содержанию смолистых веществ не выявлено.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа по содержанию смолистых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	310,86	143	10,46	29,72	<0,05
Лесничества	2	20,95	143	10,46	2,00	0,14
Жизненное состояние растений	2	55,15	143	10,46	5,27	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	95,10	143	10,46	9,09	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	34,17	143	10,46	3,27	<0,05
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	30,15	143	10,46	2,88	<0,05
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	12,78	143	10,46	1,22	0,30

Статистически значимые отличия по содержанию смолы, в сравнении с другими исследуемыми насаждениями, наблюдается у растений, произрастающих в Якшур-Бодьинском лесничестве. Меньше всего смолистых веществ выявлено у особей ели сибирской, произрастающих в Завьяловском лесничестве (рис. 6).

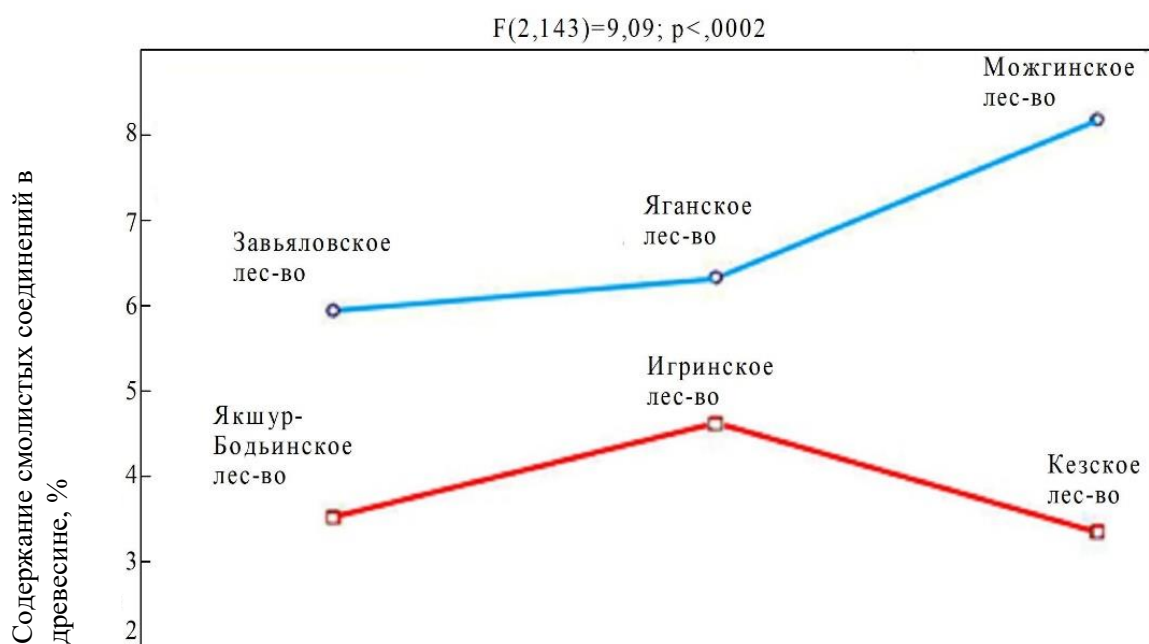


Рис. 6. Содержание смолистых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных лесорастительных районах в процентах от абсолютно сухого состояния

Таким образом, по результатам исследования выявлено, что значимыми факторами, влияющими на содержание экстрактивных веществ, являются условия произрастания и жизненное состояние растений.

Выявлено, что у растений, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, общее содержание экстрактивных веществ выше, чем у особей, произрастающих в южно-таёжном лесном районе. У особей ели, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, наблюдается не только более высокие показатели общего содержания экстрактивных веществ, но и более высокие показатели танинов, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таежном лесном районе. Тогда как содержание смолистых веществ у особей ели сибирской, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов на порядок меньше, чем у растений южно-таёжного лесного района.

Различия в составе экстрактивных веществ может быть объяснены разным санитарным состоянием насаждений лесорастительных районов. По результатам натурных обследований наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в районе хвойно-широколиственных лесов. По своей структуре еловые древостои Яганского, Завьяловского и частично Можгинского лесничеств отличаются от насаждений южно-таежного лесного по санитарному состоянию (в районе хвойно-широколиственных лесов усыхающие насаждения). Данные насаждения деградировали в результате жизнедеятельности короедов. Однако на данных пробных площадях встречаются особи ели хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Следовательно, данные растения, в период активного усыхания основного древостоя, смогли противостоять короедам путем изменения состава экстрактивных веществ.

Результаты дисперсионного анализа выявили, что содержание экстрактивных веществ изменяется в зависимости от жизненного состояния растений. При этом наибольшее содержание экстрактивных веществ наблюдается у растений, испытывающих угнетение (удовлетворительное жизненное состояние), особенно танинов.

Несмотря на то, что танины известны с 17 века структура и роль этих веществ изучена не в полной мере. Существуют гипотезы, что дубильные вещества являются продуктами жизнедеятельности, выполняют запасающую роль, выполняют защитную функцию, а также участвуют в окислительно-восстановительных процессах в растительных организмах (Привалова, Минович, 2018). Все же большинство ученых считают, что основная роль танинов защита растений от насекомых и инфекций (грибков, бактерий). Защитный механизм основан на способности танинов необратимо связывать белки, образуя комплексы в мембранах клетки, нейтрализуя их активность. В связи с высокой активностью танины рассматриваются как один из эффективных способов по борьбе с сердечно-сосудистыми заболеваниями и некоторыми формами рака (Funatogawa et al., 2004; Pizzi et al., 2008; Fiori et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе исследования установлено, что на содержание экстрактивных веществ в древесине хвойных растений существенное влияние оказывают условия произрастания (лесорастительные районы) и жизненное состояние растений (степень повреждения дендрофагами).

Высокие значения экстрактивных соединений наблюдаются в еловых насаждениях хвойно-широколиственных лесов. Именно в данном лесном районе процессы гибели темнохвойных лесов идут наиболее интенсивными темпами. У деревьев удовлетворительного состояния содержание всех компонентов экстрактивных веществ выше в сравнении с особями иных жизненных категорий, особенно танинов. Высокое содержание полифенольных соединений наблюдаются у всех исследуемых особей в насаждениях неблагоприятного санитарного состояния.

Выявлено, что с ухудшением жизненного состояния особей в очагах развития дендрофагов в ксилеме исследуемых растений наблюдалось увеличение экстрактивных веществ. У растений, поврежденных ксилофагами (особенно в очагах развития короедов), водорастворимых веществ выше, чем смолистых, особенно танинов. Танины играют важную защитную роль в борьбе с вредителями. Высокое содержание танинов в древесине,

поврежденных насекомыми, но выживших растений, свидетельствует о высокой эффективности полифенольных соединений в борьбе с короедами.

Список литературы

- Ведерников К. Е. Изменение химического состава древесины *Picea obovate* Ledeb. под воздействием *Ips typographus* L. // Химия растительного сырья. – 2021а. – №4. – С. 251–258.
- Ведерников К. Е. Еловые насаждения Удмуртской Республики и мероприятия по повышению их устойчивости // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы VI Всероссийской научно-технической конференции. Санкт-Петербург. – 2021б. – С. 102–104.
- География Удмуртии: природные условия и ресурсы: Учеб. пособие / [Ред. И. И. Рысина]. Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2009. – Ч. 1. – 256 с.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых ксилофагов. – Новосибирск: Наука, 1975. – 347 с.
- Лесной план Удмуртской Республики. Утвержден Указом Главы Удмуртской Республики от 18.02.2019 №17 (www.consultant.ru, 28.12.2023 г.).
- Оболенская А. В., Ельницкая З. П., Леонович А. А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. – Москва: Экология, 1991. – 320 с.
- Привалова Е. Г., Миревич М. В. Основы фитотоксикологии. Обзор растительных объектов. Элементы фитохимического анализа. – Иркутск: ИГМУ, 2018. – 102 с.
- Селиховкин А. В., Ахматович Н. А., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. Размножение короеда-типографа и других дендропатогенных организмов в лесах Карельского перешейка // Лесоведение. – 2018. – № 6. – С. 426–433.
- Funatogawa K., Hayashi S., Shimomura, H. et al. Antibacterial activity of hydrolyzable tannins derived from medicinal plants against *Helicobacter pylori* // Journal of microbiology, immunology, and infection – 2004, 48. – P. 251–261.
- Fiori G. M. L., Fachin A. L., Correa, V. S. C. et al. Antimicrobial Activity and Rates of Tannins in *Stryphnodendron adstringens* Mart. Accessions Collected in the Brazilian Cerrado // American Journal of Plant Sciences – 2013. – 4. – P. 2193–2198.
- Kunert N. Preliminary indications for diverging heat and drought sensitivities in Norway spruce and Scots pine in Central Europe // iForest-BiogeoSciences and Forestry. 2020. – Vol. 13, issue 2. – P. 89–91. DOI <https://doi.org/10.3832/ifer3216-012>.
- Pizzi A., Belgacem M. N., Gandini A. Tannins: Major Sources, Properties and Applications. In Monomers, Polymers and Composites from Renewable Resources Elsevier // University of Oxford the United Kingdom – 2008. – P. 179–199.
- Rudinsky J. A., Novak V., Švihra P. Atraktivita lykozrouta smrkoveho (*Ips typographus* L.) k terpenum a feromonum // Lesnictvi. – 1970. – Vol. 16. – P. 51–62.
- Schofield J. A., Hagerman A. E., Harold A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter // Journal of Chemical Ecology – 1998. – Vol. 24. – P. 1409–1421.
- Smith A. L., Campbell C. L., Walker D. B. et al. Extracts from black locust as wood preservatives: Extraction of decay resistance from black locust heartwood // Holzforschung. – 1989. – 43. – P. 293–296.
- Viiri H., Lieutier F. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus*, in three areas in France // Annals of Forest Science. – 2004. – 61. – P. 215–219. DOI 10.1051/forest:2004013.

Vedernikov K. E. The ecophysiological response of Siberian spruce to dendrophage damage // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 79–89.

The article presents data on the study of the peculiarities of the biochemical composition of coniferous wood under conditions of their mass drying. The research was conducted in the European part of the Russian Federation on the territory of the Udmurt Republic, within two forest areas. The subjects of the research are spruce plantations of the acidic type. According to the results of the study, samples from individuals of different life conditions were selected for physiological assessment. Physiological studies were carried out by extracting samples with solvents of different polarities. The wood was analyzed for the total content of extractives – water-soluble and resin-like compounds, as well as tannins. The content of extractives and their composition vary greatly from one sample area to another. The quantity and component composition of extractive compounds are influenced by the vital state of plants and the growth place condition. Significant values of extractive compounds are observed in stands of coniferous-deciduous forests. In these areas, the processes of death of spruce forests are proceeding at the most intensive pace. In trees of satisfactory condition, the content of all components of extractive substances is higher in comparison with individuals of other life categories, especially tannins. A high content of polyphenolic compounds is observed in all studied individuals from plantations with an unfavorable sanitary condition. The obtained data on the peculiarities of the content of extractive substances in spruce wood can be used to select trees to create sustainable forest crops.

Key words: sustainability, death of spruce plantations, vital condition, extractive substances, coniferous plants.

Принята к рассмотрению 10.01.24

Принята к печати 15.04.24